© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Evolution und Verhalten

H. Winkler

Abstract: **Evolution and behavior.** As much as behavior is a product of evolution it plays an important role in evolutionary change and diversification. Evolutionary thinking permeates behavioral research particularly since the work of Konrad Lorenz and Niko Tinbergen, and inspires studies in behavioral ecology. Here I address what I think are common misconceptions regarding evolution in general and the evolution of behavior in particular, and outline some basic principles in the evolutionary biology of behavior, especially recognizing that evolutionary problems are actually covered by five independent theories (Mayr 1985). Evolution is gradual and open ended and several behavioral mechanisms exist that together with genetic and environmental ones maintain variation within and among populations. Comparisons in behavioral biology almost exclusively rest on extant organisms, are thus horizontal, and must therefore not be anthropocentric.

Key words: Behavior, selection, gradualism, speciation, phylogeny.

Einleitung

Verhalten ist mit den beiden grundlegenden Prozessen der Evolution, dem zeitlichen Wandel und der Vervielfältigung in unabhängige Stammlinien (Huxley 1957, Mayr 2004) zumindest in den letzten 15% der langen Geschichte des Lebens auf der Erde eng verwoben. Seit Organismen auf ihre Umwelt reagieren, sich bewegen und fort bewegen sind die Aufnahme von Information, ihre rasche Verarbeitung und Speicherung und vorteilhafte Reaktionen von grundlegender evolutiver Bedeutung.

Evolution und das zugehörige Theoriengebäude lassen sich auf vielfältige Weise definieren und bestimmen. Um diesen Aufsatz nicht ausufern zu lassen und wegen ihrer überzeugenden Logik folge ich hier den von Mayr und Bock entwickelten Konzepten (Mayr 1985, 2004, Bock 2007). Die Evolutionstheorie zeichnet sich dadurch aus, dass sie von Biologen wie Nicht-Biologen eifrig diskutiert und fast gleichermaßen oft missverstanden wird. Ein lange unbeachtetes und auch heute noch weit verbreitetes Missverständnis läuft unter dem Titel „Darwins Evolutionstheorie". Mayr zeigte vor nun schon mehr als zwei Dekaden auf, dass es diese Theorie im Singular gar nicht gibt und Darwin, auch ihm nicht immer klar bewusst, eigentlich fünf untereinander zusammenhängende Theorien verfocht (Mayr 1985, 2004). Ich beginne mit einer sehr generellen Definition von Evolution (Bock 2007): Veränderungen von Organismen innerhalb der minimalen Zeitspanne einer Generation; diese Veränderungen sind zwischen den Organismen einer Generation und ihren Nachfahren zu beobachten. Es sollte klar sein, dass damit Änderungen, die ein Individuum im Laufe der Zeit durchmacht ausgeschlossen werden. Außerdem wird von dieser Definition nicht explizit spezifiziert wie die Veränderungen zu messen oder zu beschreiben sind. Biologen werden jedenfalls Maße verwenden, die Kollektive charakterisieren (z. B. statistische Lokationsmaße wie Mittelwert oder Median) und im Allgemeinen Populationen als diese Kollektive verwenden. Daher werden die Unterschiede zwischen einzelnen Eltern und ihren Nachkommen nur in Ausnahmefällen (z. B. wenn nur mehr ein solches Elternpaar existiert) unter die gegebene Definition fallen. Das vom Standpunkt der Verhaltensforschung Bemerkenswerte an der Definition ist ferner, dass sie kulturelle Evolution einschließt. Genetische Evolution muss daher separat behandelt werden und auf jene Veränderungen eingeschränkt werden, die Elemente der Keimbahn (Gene, Plasmide etc.) betreffen. Kulturelle Evolution wurde erstmals von Lorenz angedacht und später speziell in Österreich von Otto Koenig weiter entwickelt (Koenig 1970) und ist seither fixer, wenn auch teilweise umstrittener Bestandteil der Verhaltens- und Evolutionsforschung (Bonner 1980, Cavalli-Sforza & Feldman 1981, Ehrlich & Feldman 2003). Sie beruht auf dem Transfer von Informationen und Produkten (z. B. Werkzeugen, Behausungen, Nahrungsspeicher) von Individuen einer Generation zu Individuen der nächsten Generation außerhalb der Keimbahn und interagiert in komplexer Weise mit der genetischen Evolution.

Denisia **20**, zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen Neue Serie **66** (2007): 37–48

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Verhalten und sein Hauptorgan, das Nervensystem, unterliegen dem stetigen evolutiven Wandel und bestimmen ihn und die Aufspaltung in verschiedene Formen gleichzeitig mit. Daher steht Evolution niemals still und ist bezüglich ihrer Ergebnisse offen. Ich werde diese Ansicht im Lichte der verschiedenen Evolutionstheorien (MAYR 1985, 2004, BOCK 2007) im Folgenden begründen und auf oft missverstandene und kontroversiell diskutierte Aspekte besonders eingehen.

Selektion

Für gewöhnlich produzieren Organismen mehr Nachkommen, als tatsächlich das Fortpflanzungsalter erreichen und die nächste Generation bilden. Sind die Überlebenden eine rein zufällige Auswahl aus der vorherigen Generation, wird die Evolution nur von den Zufallsgesetzen bestimmt. Dann unterliegt eine Population der genetischen Drift, die vor allem bei kleinen Populationen zum tragen kommt und erst in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts als spezieller Evolutionsprozess erkannt und erforscht wurde. Darwin beschäftigte sich nicht mit dieser Art von Zufallsfaktoren. Er war überzeugt, dass die Interaktionen zwischen den einzelnen Individuen mit ihrer Umwelt ausschlaggebend dafür sind, ob sie die nächste Generation erreichen oder nicht. Damit das für die Evolution relevant ist, müssen sich die Individuen allerdings in Merkmalen, die für den Ausgang jener Interaktionen entscheidend sind, unterscheiden und Nachkommen ihren Eltern bezüglich dieser Merkmale ähnlich sein. Schon Darwin ergänzte dieses Konzept um eine weitere Komponente, nämlich den unterschiedlichen Fortpflanzungserfolg aufgrund von Konkurrenz zwischen Geschlechtsgenossen und Präferenzen bei der Partnerwahl. Den Zufallsbegriff braucht man, um den Unterschied zwischen den Generationen bewerten und Selektion von der Drift unterscheiden zu können. Das zu erwartende Gesamtergebnis von zufälligen Prozessen kann man mit Mitteln der Wahrscheinlichkeitstheorie präzise voraussagen. So machen es staatliche Lotterien, Versicherungen, Statistiker und Biologen, die mit Werkzeugen der Statistik die Variabilität von Merkmalen in natürlichen Populationen analysieren oder ihre Konzepte in mathematische Gleichungen gießen. Daher definieren sie Selektion im Sinne Darwins und der Evolutionsbiologie als vom Zufall abweichendes differentielles Überleben und Fortpflanzen von Individuen.

Evolutionsbiologen haben für ihre Theorien das Konzept der genetischen Fitness entwickelt, um die im Zuge der Selektion sich ändernde genetische Zusammensetzung einer Population mathematisch behandeln zu können. Fitness misst wie ein Genotyp seine Häufigkeit in einer Population von Generation zu Generation veränderte. Die höchste Fitness erzielen jene, die im Vergleich zu anderen Genotypen am besten Ihresgleichen in nachfolgenden Generationen unterbringen. Ich werde in diesem Aufsatz der Einfachheit halber dieses Ergebnis generell als „Erfolg“ bezeichnen.

Der Selektionsmechanismus kann erklären wie bestimmte Eigenschaften bei bestimmten Populationen oder Arten vorherrschen. Er erklärt nicht die physikalischen, chemischen oder auch nur die genetischen Mechanismen, die diese Eigenschaften hervorbringen. Der Selektionsmechanismus beruht auf den Konsequenzen, die bestimmte Merkmale für ihren Träger haben. Sichern sie den Fortpflanzungserfolg (einschließlich Überleben) werden sie als Anpassungen bezeichnet (BOCK & von WAHLERT 1965). Betrachten wir den eleganten Flügelschlag einer Möwe. Der Ablauf der Bewegung garantiert effizienten Flug. Aus der Selektionstheorie könnte man die Hypothese ableiten, im Laufe der Evolution sei ein Flügelschlag entstanden, der den Gesetzmäßigkeiten der Aerodynamik folgend eine effiziente Fortbewegungsweise der Möwen im Kontext ihrer Lebensumstände hervorbringt. Sorgfältige Analyse des Flügelschlags wird einen zunächst nicht evidenten Umstand aufzeigen nämlich, dass ein Teil des Bewegungsablaufes durch den Bau der Gelenke und des Sehnen-Muskel-Apparates bestimmt wird (VAZQUEZ 1992). Die vom Nervensystem ausgehenden Instruktionen sind also nicht alleine für die Ausprägung dieses Verhaltens zuständig. Warum das so ist, darüber könnte man natürlich weitere evolutionsbiologische Überlegungen anstellen. Aber das will ich hier nicht weiter verfolgen. Das simple Beispiel zeigt vielmehr auf, wie ungeeignet einfache Erklärungen sind, zu denen speziell auch naive Vorstellungen zur Genetik gehören. Eine davon wäre in unserem Beispiel die Annahme eines einzelnen „Flügelschlag-Gens“. So ein Gen wäre vielleicht eine praktische Sache und ein Techniker mit der Aufgabe betraut eine Möwe zu bauen, hätte in seinen Entwürfen vielleicht eines vorgesehen. In der Evolution werden Dinge aber nicht entworfen sondern zusammen geschustert. Und die Vorstellung „ein Gen – ein Merkmal“ ist ein leider selten den Tatsachen entsprechender Wunschtraum mancher Genetiker und Molekularbiologen.

Der einfache Prozess der Darwinschen Selektion lässt sich leicht als Algorithmus formulieren und stellt heute ein mächtiges Werkzeug dar, mit dem Ingenieure zahlreiche Entwicklungsaufgaben bearbeiten. Die „Richtigkeit“ dieses Prozesses braucht man mit empirischen Mitteln nicht zu testen. Die naturwissenschaftliche Frage ist vielmehr, in welchem Umfang dieser Prozess Evolution erklären kann. So einfach das Konzept der Evolution durch Selektion auch zu sein scheint, es hat lange gedauert, bis seine Tragweite und Implikationen voll erkannt wurden.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Speziell Forscher des deutschen Sprachraums hatten große Schwierigkeiten mit dem zentralen Konzept der Variation. Geprägt vom typologischen Denken in der Tradition des Idealismus hat daher auch Lorenz die Konsequenzen für die Verhaltensforschung nicht wirklich gezogen, obwohl Leute wie E. Mayr ihn auf das Problem aufmerksam gemacht hatten, und Abweichungen vom „typischen" Verhalten eher als „Fehler" betrachtet, denn als Voraussetzung für die Evolution von Anpassungen im Verhalten zu untersuchen (E. Mayr pers. Mitt., ZIPPELIUS 1992). Ganz unberechtigt ist das „typologische" Denken allerdings nicht, denn bei näherem Hinsehen tut sich tatsächlich ein Problem auf.

Auch jene Individuen einer Population, die geschlechtsreif geworden sind und sich fortpflanzen, variieren bezüglich von Verhalten und anderen Erfolg bestimmenden Merkmalen. Ein guter Teil dieser Variation rührt besonders beim Verhalten von Einflüssen während der Entwicklung und von den Interaktionen zwischen genetischen Faktoren und der Umwelt her. Dem genetischen Anteil der Variation bereitet der eben erläuterte Selektionsmechanismus rasch den Garaus, da die ungünstigen Varianten verschwinden. Die genetische Evolution müsste daher bald still stehen. Die zahlreichen Formen der genetischen Mutation sind die ultimative Quelle der umweltunabhängigen Variation, die bei sich sexuell fortpflanzenden Organismen durch die Rekombination mütterlichen und väterlichen Erbmaterials besonders wirksam ist. Die Rate, mit der Mutationen entstehen, ist aber viel zu gering, um die Variation gegenüber der Selektion und selbst der von den Zufallsgesetzten folgenden Drift erhalten zu können. Hier liegt offensichtlich ein Problem vor. Zusammenbruch der Vielfalt hieße Stillstand und die Evolutionstheorien über ständigen Wandel und Selektion stünden im gegenseitigen Widerspruch.

Neben der am Besten mit Mitteln der Statistik zu beschreibenden Variation gibt es in natürlichen Populationen häufig ein sich wenig änderndes Nebeneinander von unterschiedlichen Merkmalsausprägungen; Biologen sprechen von Polymorphismen. Bei einem afrikanischen Prachtfinken, dem Purpurastrild (*Pyrenestes ostrinus*), findet man zum Beispiel nebeneinander Individuen beiderlei Geschlechts mit großen und kleinen Schnäbeln. Diese zwei Formen spiegeln die Größenverteilung der Samen, ihrer Hauptnahrung wider (SMITH 1993). Die Evolution von unterschiedlichen Verhaltensweisen, die erfolgreich nebeneinander in einer Population bestehen, ist meist schwieriger zu verstehen, da meist in der Umwelt keine so einfachen Entsprechungen wie beim Beispiel des Finkenschnabels zu finden sind. Der theoretische Durchbruch zur Lösung dieses Problems kam, als die Theorie der Spiele, zunächst für ökonomische und militärische Fragen aufgestellt, für Biologen erschlossen und weiter entwickelt wurde (MAYNARD SMITH 1982, HOFBAUER & SIGMUND 1984). Die für unser Problem wesentliche Erkenntnis betrifft die so genannten gemischten Strategien. Sie ergeben sich aus dem Umstand, dass der Erfolg eines Verhaltens von seiner Häufigkeit und der anderer Verhaltensweisen in einer Population abhängt (MAYNARD SMITH & PRICE 1973). In solchen Fällen bestimmen die sich von Generation zu Generation ändernden Häufigkeiten von Individuen mit bestimmten Verhaltensweisen die Rahmenbedingungen für ihren weiteren Erfolg und Selektion reduziert die Vielfalt nicht, sondern erhält sie.

Umwelt und genetische Evolution bedingen gleichermaßen Vielfalt von Verhalten in Populationen. Daher überrascht nicht, dass wir selbst bei Kohlmeisen (*Parus major*), die in einem bestimmten Wald leben, unterschiedliche „Persönlichkeiten" finden, die auf genetischer Basis sich aktiv oder passiv, explorierend oder zurückhaltend mit ihrer Umwelt auseinandersetzen (DRENT et al. 2003). Raum-zeitliche Schwankungen der Selektionsbedingungen und die Bevorzugung von Partnern, die sich ähnlich verhalten wie man selbst, halten die innerartliche Vielfalt an Persönlichkeiten in natürlichen Populationen aufrecht (GROOTHUIS & CARERE 2005). Männliche Kampfläufer (*Philomachus pugnax*) haben sogar drei verschiedene vererbbare Strategien an Weibchen heran zu kommen. Die einen balzen auf kleinen Territorien und imponieren so den Weibchen, andere halten sich unterwürfig neben diesen „Grundbesitzern" auf und passen Weibchen ab, die auf der Suche nach einem Partner sind. Ein dritter Typ ist nicht so prächtig, wie die beiden anderen, sondern sieht eher wie ein Weibchen aus, entgeht damit der Aggression der Konkurrenten, die er wie das Weibchen mit Kopulationen aus dem Hinterhalt überrascht (VAN RHIJN 1983, LANK et al. 1995, WIDEMO & OWENS 1995). Räuber selektieren in manchen Fällen ebenfalls für Vielfalt innerhalb ihrer Beutearten (PUNZALAN et al. 2005).

Auch die Partnerwahl der Weibchen muss nicht unbedingt die Vielfalt reduzieren. Augenscheinlich wird das, wenn man die unterschiedlichen Bevorzugungen von Weibchen beobachtet (BROOKS & ENDLER 2001). Nicht alle fliegen auf denselben Typ. Ein tieferer Grund für die Erhöhung der Vielfalt durch sexuelle Fortpflanzung und Partnerwahl liegt in deren Bedeutung für den ewigen Kampf mit den sich rasch verändernden Krankheitserregern und Parasiten, was im Artikel von HOI in diesem Band ausführlicher diskutiert und zurzeit weltweit intensiv erforscht wird.

Im Experiment kann man oft leicht und rasch besondere Verhaltensweisen herauszüchten, was deren genetische Basis belegt (BERTHOLD et al. 1992, VAN OERS

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

et al. 2004). Die vielen Umwelteinflüsse auf Verhalten, seine inhärente Flexibilität macht es aber in natürlichen Populationen zu einem kaum greifbaren beweglichen Ziel der Selektion. Auch genetische Mechanismen verdecken die tatsächlich vorhandene genetische Variation, die sich über Millionen von Generationen angesammelt hat. Interaktionen zwischen den Genen erniedrigen die zugängliche Variation und manche Mutationen legen Gene einfach still, einer der Gründe weswegen wir zum Beispiel nicht besonders gut riechen (ROUQUIER et al. 2000). Diese zum Schweigen gebrachten Gene können aber zu einem anderen Zeitpunkt und nach weiteren Mutationen wieder zur Verfügung stehen, möglicherweise für andere Aufgaben. Ähnliche Mechanismen gibt es im Verhalten. Sozial lebende Tiere passen ihr Verhalten unter Umständen ihrer sozialen Umgebung an. Sie gleichen ihre Signale an (PAYNE & PAYNE 1993) und verhalten sich konform zur Gruppe, obwohl sie effizientere Problemlösungen beherrschen (WHITEN et al. 2005). Wegen der Dominanzverhältnisse und anderer Umstände wenden manche Individuen in ihrer Gruppe erworbenes Wissen und eigene Fähigkeiten nicht an (KOTHBAUER-HELLMANN 1990, LEFEBVRE & HELDER 1997). All diese Mechanismen verstecken potenziell erfolgreiche Varianten vor der genetischen und kulturellen Selektion.

Die Fülle von potenziellen Konsequenzen und Eigenschaften, die ein Merkmal haben kann (Funktionen bei BOCK & VON WAHLERT 1965) stellt eine weitere Quelle der Vielfalt dar. Jedes Merkmal hat eine Vielzahl von „Nebenwirkungen", die unter Umständen selektive Konsequenzen haben können, wenn sich die Umwelt verändert oder das explorative Verhalten von Individuen neue Aspekte von bestimmten Merkmalen erschließt. Verändert das die Häufigkeit des Merkmals in der Population und tun sich dadurch neue Lebensmöglichkeiten für ihre Mitglieder auf, entstehen neue Konsequenzen und der „Beipackzettel" wird ebenfalls umgeschrieben. Auch aus diesem Grund ist Evolution völlig offen und wird nie zum Stillstand kommen. Genetische Mechanismen und Prägung erzeugen bei Mäusebussard (*Buteo buteo*) immer wieder wenig erfolgreiche Individuen. Bei diesem Greifvogel treten dunkle, helle und intermediäre Typen auf. Letztere sind die erfolgreichsten, und die beiden anderen bleiben wegen der Mendelschen Erbgesetze in der Population. Sexuelle Prägung dürfte zur Folge haben, dass die Vögel gleich aussehende Partner bevorzugen, obwohl „Mischehen" viel erfolgreicheren Nachwuchs zeitigen würden (KRÜGER et al. 2001).

Verhalten kann bei der Entdeckung neuer Möglichkeiten eine große Rolle spielen. Wie neugierig Individuen sind, unterliegt aber ebenfalls selektiven Einflüssen. Die ökologische Situation, in der sich eine Art befindet, die Dynamik und Voraussagbarkeit der Ressourcen bestimmen, ob exploratives Verhalten, Neugier, Lernen und Gedächtnis vorteilhaft sind oder nicht. Daher finden wir Zusammenhänge zwischen Ökologie einer Art und wie ihre Mitglieder mit Neuigkeit umgehen (METTKE-HOFMANN et al. 2002, 2004). Selbst das Hirn kann im Laufe der Zeit wieder schrumpfen, wenn es zu kostspielig wird (WINKLER et al. 2004, SAFI et al. 2005).

Verhaltensökologen wissen um diese und ähnliche Probleme und versuchen mit Hilfe von Kosten-Nutzen-Analysen Voraussagen über den Netto-Nutzen einer Verhaltensweise zu machen und diese experimentell zu überprüfen (ALCOCK 2005). Eine kaum noch überschaubare Fülle von Ergebnissen solcher Untersuchungen liegt heute vor. Nach Ansicht von Kritikern dieses adaptionistischen Programms interpretieren Forscher Übereinstimmungen der Beobachtungen mit den selektionistischen Voraussagen zu schnell als Beleg für die Angepasstheit einer Verhaltensweise und der von ihnen ausgedachten evolutiven Geschichten. Nicht ganz unberechtigt ist auch die Kritik an der Praxis, sofort andere adaptionistische Erklärungen zu erfinden, wenn Daten und Hypothesen nicht übereinstimmen (PIGLIUCCI & KAPLAN 2000). Nur recht wenige Studien liegen übrigens vor, die tatsächlich die Stärke der Selektion auf Verhaltensweisen gemessen haben (KINGSOLVER et al. 2001).

Seit Darwins Zeiten bewegt die Biologen das Problem, wie Selektion, die von Konkurrenz und Auslesen von wenig erfolgreichen Genotypen geprägt ist, Phänomene wie unfruchtbare Arbeiterinnen bei Bienen und friedliche Kooperation bei zahlreichen Tieren hervorbringen kann. Der aufmerksame Leser wird bemerkt haben, dass ich bei der Erklärung der Fitness nicht den individuellen Fortpflanzungserfolg in den Vordergrund gerückt habe, sondern den Erfolg seinen Genotyp in die nächste Generation zu bringen. Darwin erläuterte das am Beispiel der Rinderzucht. Wenn ein Züchter nach der Schlachtung entdeckt, dass ein Individuum ein besonders fein marmoriertes Fleisch hat, wird er diese begehrte Eigenschaft züchterisch ausnützen, indem er mit möglichst nahe verwandten Tieren weiter züchtet. Diese Idee wurde von HAMILTON (1964a,b) unter quantitativ-genetischen Aspekten formalisiert und hat als Konzept der inklusiven Fitness Evolutionsbiologie und Verhaltensforschung gleichermaßen revolutioniert. Die schon erwähnte Spieltheorie hat ein Weiteres dazu beigetragen, dass man heute zahlreiche Modelle und empirische Beispiele auflisten kann, die das Bild von der grausamen Selektion wesentlich modifizieren (SIGMUND 1995). Konkurrenz, brutaler Konflikt und der Kampf jeder gegen jeden sind somit keine notwendigen Konsequenzen der Selektion (NOWAK 2006).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Was bringt denn die Selektion hervor? Wenn ein Techniker ein Flugzeug entwickelt, verwendet er den Selektionsalgorithmus, um zu optimalen Lösungen zu kommen. Hat er nach seiner Ansicht eine erreicht, bricht er den Prozess ab und die beste Lösung wird die Grundlage für die Serienproduktion. Evolution läuft im entscheidenden letzten Schritt anders ab. Wie wir gesehen haben, bleibt die Variabilität zu jedem Zeitpunkt mehr oder weniger umfangreich erhalten. Kann man dann wenigstens sagen, in der Evolution entstehen im Durchschnitt der Population perfekte Ergebnisse? Darwin meinte mit gutem Grund, dass dies nicht der Fall sei (BURKHARDT 1985). Auch heutige Evolutionsbiologen nehmen an, gegenwärtig beobachtbare Anpassungen seien nur besser als die verfügbaren Alternativen. Erfolg ist auch einem nicht optimal ausgestatteten Individuum beschieden, solange andere in der Population noch weiter vom theoretisch möglichen Optimum entfernt sind. Evolution wie die Methoden der Ingenieure können in so genannten lokalen Optima hängen bleiben und damit das globale Optimum verpassen. Das Beispiel vom Mäusebussard ist wahrscheinlich eines von vielen, bei denen die Evolution bestimmter Merkmale aufgrund des ungünstigen Zusammentreffens verschiedener Mechanismen eingeschränkt wird. Am wichtigsten für die immerwährende Dynamik der Evolution ist aber der Umstand, dass die Welt sich wegen der physischen, biologischen und kulturellen Evolution laufend ändert und neu Herausforderungen stellt.

Kontinuierliche Veränderung und Gradualismus

Die Theorie, dass sich alle Populationen von Organismen im Laufe der Zeit nicht zyklisch ändern ist für sich genommen für die Verhaltensforschung nur wenig relevant. Erst im Zusammenhang mit der Theorie der gemeinsamen Abstammung gewinnt sie an Bedeutung. Der Gradualismus ist die Theorie, dass evolutive Änderungen in Schritten statt findet, deren Größenordnung jenen der Unterschiede zwischen Eltern und ihren unmittelbaren Nachkommen entspricht (MAYR 1985, 2004). Daher entschlüpfte der erste Vogel nicht einem Reptilienei und sprachbegabte, intelligente Menschen waren nicht die Kinder vollkommen sprachloser und stumpfsinniger Affen. Die Richtigkeit dieser beiden Theorien kann nur mit Fossilfunden überprüft werden. Verhalten hinterlässt naturgemäß nur indirekte Hinweise wie Fußspuren oder das beisammen Liegen eines erwachsenen Tieres mit einem Gelege (NORELL et al. 1995). Jedenfalls widerlegt keiner der bisherigen Funde eine der beiden Theorien.

Evolution in kleinen Schritten und kontinuierlicher Wandel bedeuten keineswegs, dass die Entwicklung bestimmter Merkmale bezüglich ihrer Funktion geradlinig erfolgt. Die Vorläufer unser Gehörknöchelchen waren nicht schlechte Hörhilfen und am Beginn der Evolution der komplexen Spechtzunge stand nicht unbedingt eine für ihre „Endfunktion“ eigentlich unbrauchbare einfache Zunge. Flügelschlag und Flügel der Vögel müssen nicht als Form der Lokomotion entstanden sein; sie könnten sich genau so gut aus einem auffälligen Balz- oder Drohverhalten entwickelt haben, mit dem die Ahnen der Vögel mit heftigen, von federähnlichen Anhängen optisch unterstützten Winkbewegungen auf sich aufmerksam machten, Angreifer abschreckten oder vielleicht Beute aus Verstecken aufscheuchten. Die feine Kontrolle der Bewegungen, die für den Flug notwendig ist (MAYNARD SMITH 1952) könnte schon vorher in wieder einem anderen Kontext entstanden sein, nämlich im Rahmen von Formen des Nahrungserwerbs, bei denen feine Manipulationen notwendig waren. Ein schönes Beispiel haben EMERSON & KOEHL 1990 analysiert. Sie zeigten an fliegenden Fröschen, dass die Kombination von Zwischenstufen in Verhalten (Position der Gliedmaßen) und Morphologie keinen brauchbaren Gleitflug ergeben. Die Vorfahren der von ihnen untersuchten Flugfrösche (Rhacophoidae) mussten ein ganz anderes Verhalten haben, um mit ihren intermediären Flugorganen (vergrößerte Füße und Hände mit Flughäuten zwischen den Zehen) zu recht zu kommen, als die heute lebenden Frösche. Dieses Verhalten entsprach nicht einer einfachen Interpolation zwischen einem normalen Sprung und dem Gleitfliegen heutiger Frösche. Neukombination von Eigenschaften, die in unterschiedlichen Kontexten langsam und graduell entstanden sind, kann neue hervorragende Anpassungen ergeben, wie das bei der Evolution unserer eigenen geistigen Fähigkeiten wahrscheinlich der Fall war (POVINELLI & CANT 1995, ROTH & DICKE 2005) und von LORENZ (1973) als „Fulguration“ ausführlich diskutiert wurde. Evolution ist also Flickschusterei, beruht auf dynamische Veränderungen im Flechtwerk von Funktion und Anpassung und die von ihr hervorgebrachten Organismen explorieren so die durch die physikalisch-chemischen, geologischen und ökologischen Regeln und Rahmenbedingungen vorgegebenen Chancen und günstigen Gelegenheiten.

Artbildung

Die langsame Änderung innerhalb von Stammlinien erklärt nicht die Entstehung der Artenvielfalt. Darwin behandelte Artbildung als eigenständigen Prozess eher am Rande und erst Dekaden nach dem Erscheinen seiner „Entstehung der Arten“ begann ihre intensive Erforschung (HUXLEY 1957, MAYR 1967, 2004, GAVRILETS 2003). Bei sich sexuell fortpflanzenden Organismen

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

kann man Arten als Fortpflanzungsgemeinschaften definieren, die voneinander genetisch isoliert sind, während man in anderen Fällen Variation innerhalb und zwischen Gruppen bezüglich ökologisch relevanter Merkmale zur Abgrenzung heranziehen kann (BOCK 1992, WEISSE in diesem Band). Arten können allopatrisch, peripatrisch, parapatrisch oder sympatrisch entstehen (FUTUYMA 1989). Bei all diesen Formen der Artbildung spielt Verhalten eine eminente Rolle. Werden Arten allopatrisch gebildet, unterbrechen geographisch-ökologische Barrieren den durch die sexuelle Fortpflanzung bedingten Genfluss. Klimaänderungen und Plattentektonik sind die treibenden Kräfte, die derartige Barrieren mitten in geschlossenen Verbreitungsgebieten entstehen lassen (Vikarianz). Bereitschaft und Fähigkeit abzuwandern bzw. nach Verdriften im Zuge von Unglücksfällen und Katastrophen zu überleben, erleichtern es Individuen sich hinter bestehenden Hindernissen anzusiedeln und in Isolation weiter zu entwickeln (Dispersal). Umstritten in ihrer Bedeutung ist eine Variante dieses Prozesses die peripatrische Artbildung, bei der ganz kleine Gründerpopulationen zum Beispiel auf Inseln isoliert werden. In kleinen Populationen wirken sich zufällige Ereignisse besonders massiv aus und in der dadurch stattfindenden genetischen Revolution können sich Merkmale, die mit Lebensfähigkeit und Reproduktion zusammen hängen, rasch wandeln (MAYR 1963, TEMPLETON 1981, SLATKIN 1996, VAN BUSKIRK & WILLI 2006). Verhaltensmerkmale scheinen davon weniger betroffen zu sein (MEFFERT 1995, RUNDLE 2003, VAN BUSKIRK & WILLI 2006). Bei der noch heftiger umstrittenen sympatrischen Artbildung sind die Individuen räumlich nicht getrennt. Verhalten ist hier ganz entscheidend, weil übereinstimmende (assortative) Paarung in Kombination mit disruptiver Selektion erforderlich ist (GAVRILETS 2003). Die besten Beispiele bei höheren Tieren involvieren zudem noch einen weiteren Verhaltensmechanismus, die Prägung. Daher kann es kommen, dass Finken, die andere Arten parasitieren und auf deren Gesang geprägt werden, zusammen mit diesen divergieren (NICOLAI 1964, TEN CATE 2000, SORENSON et al. 2003). Parapatrische Artbildung findet entlang ökologischer Gradienten statt, wobei die divergierenden Populationen in geografischem Kontakt bleiben. Die entsprechenden Theorien berufen sich auch hier auf die Effekte von sexueller Selektion und Bevorzugung von Paarungspartnern mit Merkmalen, die mit den eigenen übereinstimmen, oder Prägung (ENDLER 1977, LANDE 1982, DOEBELI & DIECKMANN 2003, BRODIN & HAAS 2006).

Hemmnisse zur Vermischungen von Arten treten vor und nach der Paarung auf. Je länger Populationen unabhängig voneinander evolvieren desto wahrscheinlicher treten genetische Unverträglichkeiten auf. Je komplexer das Paarungsverhalten ist, desto eher wird aber Verhalten für die Trennung verantwortlich sein und die ethologische Trennung meist früher einsetzen als die genetische (PRICE & BOUVIER 2002, MENDELSON 2003). Partnerwahl und sexuelle Selektion, einschließlich der Konflikte innerhalb und zwischen den Geschlechtern, erzeugen bei allen Tiergruppen besonders in Zusammenhang mit Lernen und Prägung potente Mechanismen, die Populationen nach sekundärem Kontakt fortpflanzungsmäßig auseinander halten und damit die Artbildung fördern (LANDE 1981, WEST-EBERHARD 1983, RYAN & RAND 1993, RICE 1996, DALL 1997, CHAPMAN 2003 et al., GAVRILETS 2003, LACHLAN & SERVEDIO 2004). Für sich genommen scheinen sie aber nicht immer auszureichen Artenvielfalt zu erklären (PRICE 1998, GAGE et al. 2002). In der klassischen Vorstellung (MAYR 1967) driften Präferenzen in der Partnerwahl mit der Umwelt korreliert auseinander und Isolationsmechanismen entstehen daraufhin als Nebenprodukt der Anpassung geografisch getrennter Populationen an ihre jeweilige Umwelt (RUNDLE et al. 2005). Verhalten kann aber noch auf andere Weise zur Artbildung beitragen, was wegen der gegenwärtig starken Fixierung der Verhaltensökologen auf sexuelle Selektion und Partnerwahl noch unzureichend untersucht ist.

Interaktionen zwischen Artgenossen und speziell kulturelle Traditionen in der Kommunikation innerhalb sozialer Verbände können schon Vielfalt kreieren, bevor sich noch genetische Unterschiede manifestieren. Das gilt nicht nur in Zusammenhang mit Partnerwahl, wie etwa bei den Gesangsdialekten der Vögel, sondern auch für Fortbewegung, Nahrungserwerb und Gruppenzusammenhalt (ROWLEY & CHAPMAN 1986, FARABAUGH et al. 1994, HIGGINS et al. 2005). Innerhalb der höheren Wirbeltiere mehren sich die Hinweise über einen positiven Zusammenhang zwischen Artbildung und Flexibilität (NICOLAKAKIS et al. 2003, PHILLIMORE et al. 2006), was möglicherweise mit besseren Chancen die dramatischen Ereignisse bei der peripatrischen Artbildung zu überleben oder den großen und daher leicht wieder durch geografische Barrieren teilbaren Verbreitungsgebieten flexibler Arten zu tun hat (WCISLO 1989, WINKLER 1994)

Gemeinsame Abstammung und Vergleichen

Während viele Wissenschaftler, speziell auch Verhaltensforscher beim Stichwort „Evolutionstheorie“ zunächst an die Selektion denken, war es die Idee der gemeinsamen Abstammung, die Darwins Gedanken zur Evolution so revolutionär, und umstritten, erschienen ließen. Was bis dahin von Biologen an Wissen über die Vielfalt der Organismen zusammen getragen wurde, machte plötzlich Sinn. Die Ähnlichkeiten der verschie-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

denen Gruppen fanden eine einleuchtende Erklärung und die von Linné erarbeitete hierarchische Klassifikation ließ sich ohne Mühe als Abbild des Stammbaums der Lebewesen interpretieren. Der große Erfolg der biomedizinischen Forschung und der Molekularbiologie beruht letztlich darauf, dass die von ihnen untersuchten Phänomene auf Grund der Abstammungsbeziehungen der Organismen untereinander weite Gültigkeit haben.

Morphologen schlossen aus dem gemeinsamen Besitz eines Merkmals auf gemeinsame Abstammung. Später kamen die Verhaltensforscher hinzu und LORENZ konstruierte 1941 aufgrund seiner Beobachtungen von bestimmten Balzbewegungen einen Stammbaum der Enten. Der kontinuierliche Wandel nach der Aufspaltung von Stammlinien lässt deren Vertreter und ihre Merkmale immer unähnlicher werden. Diesen Umstand machen sich Biologen nicht nur zu Nutze, um Stammbäume zu rekonstruieren, sondern formulieren und testen mit deren Hilfe Hypothesen über Ursprung und mögliche adaptiven Wandel von Merkmalen (HARVEY & PAGEL 1991). Offensichtlich kommt es zu Zirkelschlüssen, wenn mit denselben Merkmale der Stammbaum errichtet und die vergleichenden Analysen durchgeführt werden. Vergleichende Analysen großen Maßstabs wurden daher erst zu einem ernst zu nehmenden und sich rasch entwickelnden Forschungsgebiet, als man Phylogenien direkt aus der in den Genen kodierten Information ableiten konnte und geeignete statistisch-mathematische Werkzeuge für die vergleichende Methode verfügbar waren (HARVEY & PAGEL 1991, MARTINS 1996). Zahlreiche Untersuchungen haben gezeigt, wie wenig Abstammung die weitere Evolution einschränkt, was insbesondere auf Merkmale des Verhaltens zutrifft (LEISLER et al. 2002, BLOMBERG et al. 2003).

Die zahlreichen Stammbäume, die heute mit Methoden der molekularen Phylogenetik erstellt werden, sind zwar auch nur Hypothesen machen es aber Verhaltensforschern dennoch viel leichter ihre eigenen Hypothesen mit Vergleichen zu testen. Aus den bisherigen Ausführungen sollte klar geworden sein, dass man dabei nicht das Verhalten der Graugans (*Anser anser*) oder des Menschen mit Hilfe des Balzverhaltens von Fruchtfliegen (Drosophilidae) erklären will. Wenn man aber unabhängig von stammesgeschichtlichen Ähnlichkeiten findet, dass die Unterschiede in der Zahl der Nachkommen, die ein Geschlecht produzieren kann, Richtung und Stärke der sexuellen Selektion bestimmen, bestärkt das Hypothesen, die einen solchen allgemein gültigen Zusammenhang annehmen und daher Gegenteiliges für Fruchtfliegen und Seenadeln (Syngnathidae, mit den Seepferdchen verwandte Fische) voraus sagen (JONES et al. 2000).

Stammlinien können wieder ganz oder teilweise verschmelzen und Gene können unter besonderen Umständen aufgrund verschiedener Mechanismen (Transformation, Konjugation, Transduktion) horizontal übertragen werden. Artbildung durch Hybridisierung und den seltenen horizontalen Gentransfer kann man berücksichtigen, indem man evolutionäre Pfade statt als einfache hierarchische Bäume stellenweise als verflochtene Stammlinien darstellt (ROHLF 2000). Man schießt allerdings weit über das Ziel hinaus, wenn man letzteren Prozess überbewertet und die Übertragung einiger weniger Gene den übrigen phylogenetischen Abläufen gleich setzt. Organismen tauschen unentwegt Informationen aus und nutzen die Erfahrungen anderer für eigene Entscheidungen (DANCHIN et al. 2004, SWADDLE et al. 2005). Unklar ist noch wie stark horizontaler Informationsfluss kulturelle Evolution beherrscht und ist selbst im Zusammenhang mit der Dynamik menschlicher Kulturen noch heftig umstritten (BORGERHOFF MULDER et al. 2006).

Horizontaler Informationstransfer macht nicht vor Artgrenzen halt. Das passiert regelmäßig bei den vor allem in den Tropen weit verbreiteten gemischten Artenschwärmen. Enge Nachbarschaft bringt für die beteiligten Arten Vorteile beim Nahrungserwerb und gewährt Schutz vor Fressfeinden. In einigen Fällen wurde sogar nachgewiesen, dass die Signale anderer Arten verstanden werden (z. B. GRIFFIN et al. 2005). Nashornvögel (Bucerotidae) verstehen die Signale von Meerkatzen (*Cercopithecus*) und unterscheiden, ob diese vor Adlern oder Leoparden (*Panthera pardus*) warnen (RAINEY et al. 2004). Drongos (Dicruridae) imitieren die Laute anderer Vogelarten, um sie zum zwischenartlichen Zusammenschluss zu bewegen (GOODALE & KOTAGAMA 2006).

Diskussion

Ein und derselbe Sachverhalt kann unter verschiedenen Blickwinkeln betrachtet und daher auf unterschiedlichen Ebenen kausal erklärt werden. Schon Aristoteles unterschied vier verschiedene Formen von Ursache-Wirkungs-Beziehungen, die später von den Scholastikern zu einem diversen System ausgebaut wurden. Verhaltensforscher berufen sich in diesem Zusammenhang gerne auf Tinbergen, der anlässlich des sechzigsten Geburtstags von K. Lorenz die Idee von vier verschiedenen Erklärungsebenen für Ethologen entsprechend adaptierte (TINBERGEN 1963; vgl. auch MAYR 1961). Bei Aristoteles geht die Ursache der Wirkung zeitlich voran. Diese Beziehung zwischen Kausalität und Zeit ist auch die Grundlage naturwissenschaftlicher Theorien. Um aus naturwissenschaftlicher Sicht (d.h. ohne Metaphysik) die Evolutionstheorie konsistent zu halten,

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

kann daher der spätere „Zweck“ einer Mutation nicht ihre Ursache sein. Man sagt daher, die Mutation sei „zufällig“. Das führt leider zu Missverständnissen, die leicht vermeidbar sind, wenn man „zufällig“ als sprachliche Ausdrucksweise für das logisch korrekte „nicht ursächlich für“ interpretiert. TINBERGEN (1963) ging ganz klar und unmissverständlich auf die Problematik von Zeit und Kausalität ein. Physiologische, mechanistische Erklärungen des Verhaltens beziehen sich auf Ereignisse, die vor einer Verhaltensweise stattfinden, während ihr Überlebenswert erst nach ihrem Auftreten gemessen werden kann (TINBERGEN 1963, S. 418). Bemerkenswert ist auch seine weitere Überlegung und Aussage: „Selbst wenn die Tiere erschaffen worden wären so wie sie heute sind, würfe die Tatsache, dass sie es bewerkstelligen zu überleben, die Frage auf wie sie das machen.“ Oder anders ausgedrückt, man kann den Anpassungswert von Verhaltensweisen untersuchen ohne die Evolutionstheorie zu bemühen oder auch nur an Evolution zu glauben.

In der Verhaltensforschung hat sich seit einiger Zeit eingebürgert mit MAYR (1961) zwischen proximaten und ultimaten Ursachen zu unterscheiden (ALCOCK 2005). Zu ersteren rechnen Verhaltensforscher einerseits genetische Mechanismen und solche der Entwicklung, andererseits alles, was mit Sinnesorganen, Nervensystem, Hormonen und anderen physiologischen Prozessen zu tun hat. Zu den ultimaten Ursachen zählen sie die historischen Ereignisse, die zu einem bestimmten Verhalten führten und vergangenes Selektionsgeschehen, das gegenwärtig beobachtbares Verhalten geformt hat (ALCOCK 2005). Klarerweise gehören evolutionsbiologische Aspekte in die zweite Kategorie. Leider ist diese Kategorisierung und wie sie gehandhabt wird nicht ganz schlüssig, weil Untersuchungen des gegenwärtigen Nutzwerts von Verhalten ebenso der zweiten Kategorie zugeordnet werden (ALCOCK 2005), obwohl schon TINBERGEN (1963) ganz klar sagte, dass entsprechende Untersuchungen ohne Referenz zu einer Evolutionstheorie durchgeführt werden können. BOCK (2007) schlägt vor „ultimat“ auf rein evolutionäre, genetische Erklärungen zu beschränken. Auch die Vorgänge, die vom Auslesen der Information eines Gens bis ihrer beobachtbaren Manifestation im Verhalten ablaufen, können genau wie Untersuchungen der Konsequenzen eines Verhaltens auf den Fortpflanzungserfolg ohne Bezugnahme auf eine Evolutionstheorie durchgeführt werden.

Evolutionsbiologen und Verhaltensforscher versuchen sich bestimmten Fragen oft mit Annahmen zu nähern, die prinzipiell das hier verteidigte Prinzip der Offenheit der Evolution und der Unvollkommenheit ihrer Produkte verletzen. Dazu gehören das Optimalitätsprinzip und die Idee der Evolutionär Stabilen Strategien (MAYNARD SMITH & PRICE 1973, MOORE & BOAKE 1994). Für die theoretische Analyse sind solche Denkmodelle äußerst nützlich und motivieren fruchtbare empirische Arbeiten. Sie zeigen etwa auf, dass Kooperation auch unter natürlicher Selektion möglich ist, wenngleich die konkreten sehr einfachen Gleichungen bestenfalls das „Verhalten“ von Viren abbilden (NOWAK & SIGMUND 1999). Ähnliches gilt für die manchmal skurril anmutenden Versuche für Alles und Jedes adaptionistische Geschichten zu finden. Ernster muss man die Nachlässigkeit nehmen, mit der Biologen mit Erklärungen im Rahmen evolutionsbiologischer Fragen umgehen. BOCK erläuterte 2007 ausführlich diese Problematik. Meiner Meinung nach ersparte uns sein Vorschlag zwischen nomologisch-deduktiven und historisch-erzählenden Erklärungen zu unterscheiden viel Ärger in der Diskussion untereinander und käme der philosophischen Diskussion der Evolution sehr zu gute.

Unterschiede zwischen einzelnen Stammlinien unterliegen prinzipiell eigenen Gesetzmäßigkeiten, die nicht deckungsgleich mit jenen sein müssen und in den meisten Fällen wohl auch nicht sind, die für die Unterschiede innerhalb von Arten verantwortlich sind. Um Gleiches mit Gleichem zu vergleichen, müssen in erster Linie Kennwerte von Kollektiven heran gezogen werden. Einzelne individuelle Leistungen einer Art solchen einer anderen gegenüber zu stellen birgt einige Gefahren. Genau das passiert meines Erachtens oft, wenn wir menschliche Leistungen von denen anderer Lebewesen abgrenzen. Überspitzt formuliert, wir tendieren dazu Philosophen mit deprivierten Zooschimpansen zu vergleichen. Individuelle Variation geht bei solchen Vergleichen ohnehin meist unter. Die Ironie hinter der Aussage, es hätte noch keinen Schimpansen gegeben, der sich für seine Gene interessiert hätte, geht aus verschiedenen Gründen daneben. Sie basiert auf dem typisch anthropozentrischen Ansatz Leistungen anderer Organismen entlang einer linearen menschlichen Wertskala mit dem Menschen an der Spitze zu bewerten. Ein evolutionsbiologischer Vergleich stellt hingegen Unterschiede fest und versucht sie neutral zu analysieren. So würde ein Evolutionsbiologe sich vielleicht auch bemühen heraus zu finden, worüber Schimpansen nachdenken, aber Menschen nicht. Abgesehen davon würde ich meinen, dass einige Milliarden Menschen ebenfalls nicht über ihre Gene nachdenken. Etwa 5,9 Milliarden lösen einfache logische Aufgaben falsch und 6,6 Milliarden schätzen Wahrscheinlichkeiten unrichtig ein und treffen täglich zahlreiche irrationale Entscheidungen (vgl. STANOVICH & WEST 2003). Ein idealisiertes Menschenbild ist charakteristisch für viele anthropozentrische Vergleiche und die Latte, die Psychologen legen, um tierische Leistungen zu bewerten, ist manchmal höher als wir selbst im

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Alltagsleben springen. In der Debatte, ob Tiere ihr Verhalten nach künftigen Bedürfnissen ausrichten können, wurde zum Beispiel das Kriterium eingeführt, der gegenwärtige Bedürfniszustand müsse vom künftigen abgekoppelt sein (BISCHOF-KÖHLER 2000). Buschhäher (*Aphelocoma*) können genau das, wie neueste Experimente zeigten (RABY et al. 2007). Im Alltag bewerten Menschen hingegen sowohl Vergangenheit als auch Zukunft sehr wohl in Abhängigkeit von ihrem augenblicklichen Motivationszustand und zeigen zum Beispiel je nach Hungerzustand ganz unterschiedliches Einkaufsverhalten in einem Supermarkt (LOEWENSTEIN 1996, GILBERT et al. 2002, NORDGREN et al. 2006).

Sicherlich bewegen sich Menschen in mentalen Bereichen, die Menschenaffen und anderen Tieren verschlossen bleiben. Es gibt trotzdem keinen Grund anzunehmen, dass dies umgekehrt nicht genau so ist. Gemeinsame Abstammung bedeutet einerseits eine lange gemeinsame Geschichte, andererseits auch mehr oder weniger lange getrennte Wege, auf denen keiner der Wanderer eingehalten hat. Ein Graupapagei (*Psittacus erythacus*) oder Rabe (*Corvus corax*) repräsentieren daher nicht das Verhalten eines unserer Vorfahren vor 380 Millionen Jahren, sondern einen ebenso langen getrennten und erfolgreichen Weg in die gemeinsame Gegenwart nach mehr als drei Milliarden Jahren gemeinsamer Vergangenheit.

Evolution generiert unaufhörlich Vielfalt an Formen, Verhaltensweisen und inneren Welten. Die zu einem gegebenen Zeitpunkt lebenden Organismen haben eines gemeinsam: sie sind der vorläufige Endpunkt in einer Kette erfolgreicher Individuen. Naturwissenschaft und Evolutionsbiologie liefern daher keine Argumente eine Gruppe von ihnen als Krone der Schöpfung zu legitimieren. Konrad Lorenz wird oft mit der Aussage zitiert, der heutige Mensch sei nur eine Zwischenstufe zum wahren Menschentum. Vielleicht. In vielen Millionen Jahren könnte es aber auch ein Nachfahre heutiger Graupapageien oder Kapuzineräffchen (*Cebus*) sein, der Ähnliches behauptet, oder Oktopusse (Octopoda) darüber streiten, ob sich in Kalmaren (Teuthida) Vorstufen zu oktopussischem Denken finden.

Zusammenfassung

Verhalten ist nicht nur ein Produkt der Evolution, sondern beeinflusst evolutiven Wandel und das Entstehen biologischer Mannigfaltigkeit. Seit den Arbeiten von Lorenz und Tinbergen durchdringt evolutionäres Denken die Verhaltensforschung und motiviert verhaltensökologische Fragestellungen. In diesem Artikel spreche ich einige Missverständnisse an, die meiner Meinung nach Evolution und im Speziellen die Evolutionsbiologie des Verhaltens betreffen, wobei ich dem Umstand Rechnung trage, dass laut MAYR (1985) fünf unabhängige Theorien zur Evolution existieren. Evolution erfolgt in kleinen Schritten und strebt keinem determinierten Ende zu. Mechanismen des Verhaltens garantieren zusammen mit genetischen und ökologischen Faktoren die Variation innerhalb und zwischen Populationen. Vergleichende Verhaltensforschung bezieht sich fast ausschließlich auf rezente Organismen. Vergleiche sind daher horizontal und dürfen nicht anthropozentrisch sein.

Danksagung

Mein Interesse an evolutionsbiologischen Fragen wäre ohne die zahlreiche Diskussionen mit meinen Freunden Walter J. Bock und Bernd Leisler längst erloschen. Ihnen möchte ich aufrichtig danken und gleichzeitig alle Verantwortung für sachliche und logische Fehler auf mich nehmen. Gerhard Aubrecht danke ich für die Einladung zu diesem Beitrag und die Geduld, die er in der Folge aufbringen musste.

Literatur

ALCOCK J. (2005): Animal Behavior. An evolutionary approach. 8th ed. — Sinauer Ass., Sunderland, Mass.: 1-564.

BERTHOLD P., HELBIG A.J., MOHR G. & U. QUERNER (1992): Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. — Nature **360**: 668-670.

BISCHOF-KÖHLER D. (2000): Kinder auf Zeitreise. Theory of Mind, Zeitverständnis und Handlungsorganisation. — Hans Huber, Bern: 1-286.

BLOMBERG S.P., GARLAND T. Jr & A.R. IVES (2003): Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. — Evolution **57**: 717-745.

BOCK W.J. (1992): The species concept in theory and practice. — Zool. Sci. **9**: 697-712.

BOCK W.J. (2007): Explanations in evolutionary theory. — J. Zool. Syst. Evol. Research **45**: 89-103.

BOCK W.J. & G. WAHLERT (1965): Adaptation and the form-function complex. — Evolution **19**: 269-299.

BONNER J.T. (1980): The evolution of culture in animals. — Princeton University Press, Princeton: 1-204.

BORGERHOFF MULDER M., NUNN C.L. & M.C. TOWNER (2006): Cultural macroevolution and the transmission of traits. — Evol. Anthropol. **15**: 52-64.

BRODIN A. & F. HAAS (2006): Speciation by perception. — Anim. Behav. **72**: 139-146.

BROOKS R. & J.A. ENDLER (2001): Female guppies agree to differ: phenotypic and genetic variation in mate-choice behavior and the consequences for sexual selection. — Evolution **55**: 1644-1655.

BURKHARDT R.W. Jr (1985): Darwin on animal behavior and evolution. — In: KOHN D. (Ed.), The Darwinian heritage. — Princeton University Press, Princeton: 327-365.

CAVALLI-SFORZA L.L. & M.W. FELDMAN (1981): Cultural transmission and evolution: a quantitative approach. — Princeton University Press, Princeton: 1-388.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

CHAPMAN T., ARNQVIST G., BANGHAM J. & L. ROWE (2003): Sexual conflict. — Trends Ecol. Evol. **18**: 41-47.

DALL S.R.X. (1997): Behaviour and speciation. — Trends Ecol. Evol. **12**: 209-210.

DANCHIN É., GIRALDEAU L.A., VALONE T.J. & R.H. WAGNER (2004): Public information: From nosy neighbors to cultural evolution. — Science **305**: 487-491.

DOEBELI M. & U. DIECKMANN (2003): Speciation along environmental gradients. — Nature **421**: 259-264.

DRENT P.J., VAN OERS K. & A.J. VAN NORDWIJK (2003): Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). — Proc. R. Soc. Lond. B **270**: 45-51.

EHRLICH P. & M. FELDMAN (2003): Genes and cultures. What creates our behavioral phenome? — Curr. Anthropol. **44**: 87-107.

EMERSON S.B. & M.A.R. KOEHL (1990): The interaction of behavioral and morphological change in the evolution of a novel locomotor type: „flying" frogs. — Evolution **44**: 1931-1946.

ENDLER J.A. (1977): Geographic variation, speciation, and clines. — Princeton, NJ; Princeton University Press: 1-246.

FARABAUGH S.M., LINZENBOLD A. & R.J. DOOLING (1994): Vocal plasticity in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): evidence for social factors in the learning of contact calls. — J. Comp. Psychol. **108**: 81-92.

FUTUYMA D.J. (1989): Evolutionsbiologie. — Birkhäuser, Basel: 1-679.

GAGE M.J.G., PARKER G.A., NYLIN S. & C. WIKLUND (2002): Sexual selection and speciation in mammals, butterflies and spiders. — Proc. R. Soc. Lond. B **269**: 2309-2316.

GAVRILETS S. (2003): Models of speciation: what have we learned in 40 years? — Evolution **57**: 2197-2215.

GILBERT D.T., GILL M.J. & T.D. WILSON (2002): The future is now: Temporal correction in affective forecasting. — Org. Behav. Human Dec. Proces. **88**: 430-444.

GOODALE E. & S.W. KOTAGAMA (2006): Vocal mimicry by a passerine bird attracts other species involved in mixed-species flocks. — Anim. Behav. **72**: 471-477.

GRIFFIN A.S., SAVANI R.S., HAUSMANIS K. & L. LEFEBVRE (2005): Mixed-species aggregations in birds: zenaida doves, *Zenaida aurita*, respond to the alarm calls of carib grackles, *Quiscalus lugubris*. — Anim. Behav. **70**: 507-515.

GROOTHUIS T.G.G. & C. CARERE (2005): Avian personalities: characterization and epigenesis. — Neurosci. Biobehav. Rev. **29**: 137-150.

HAMILTON W.D. (1964a): The genetical evolution of social behaviour. I. — J. theoret. Biol. **7**: 1-16.

HAMILTON W.D. (1964b): The genetical evolution of social behaviour. II. — J. Theoret. Biol. **7**: 17-52.

HARVEY P.H. & M.D. PAGEL (1991): The comparative method in evolutionary biology. — Oxford University Press, Oxford: 1-239.

HIGGINS L.A., JONES K.M. & M.L. WAYNE (2005): Quantitative genetics of natural variation of behavior in *Drosophila melanogaster*: the possible role of the social environment on creating persistent patterns of group activity. — Evolution **59**: 1529-1539.

HOFBAUER J. & K. SIGMUND (1984): Evolutionstheorie und dynamische Systeme. Mathematische Aspekte der Selektion. — Paul Parey, Berlin und Hamburg: 1-213.

HUXLEY J. (1957): The three types of evolutionary process. — Nature **180**: 454-455.

JONES A.G., ROSENQVIST G., BERGLUND A., ARNOLD S.J. & J.C. AVISE (2000): The Bateman gradient and the cause of sexual selection in a sex-role-reversed pipefish. — Proc. R. Soc. Lond. **B 267**: 677-680.

KINGSOLVER J.G., HOEKSTRA H.E., HOEKSTRA J.M., BERRIGAN D., VIGNIERI S.N., HILL C.E., HOANG A., GIBERT P. & P. BEERLI (2001): The strength of phenotypic selection in natural populations. — Am. Nat. **157**: 245-261.

KOENIG O. (1970): Kultur und Verhaltensforschung. Einführung in die Kulturethologie. — dtv Verlag, München: 1-290.

KOTHBAUER-HELLMANN R. (1990): On the origin of a tradition: milk bottle opening by timice (Aves, Paridae). — Zool. Anz. **225**: 353-361.

KRÜGER O., LINDSTRÖM J. & W. AMOS (2001): Maladaptive mate choice maintained by heterozygote advantage. — Evolution **55**: 1207-1214.

LACHLAN R.F. & M.R. SERVEDIO (2004): Song learning accelerates allopatric speciation. — Evolution **58**: 2049-2063.

LANDE R. (1981): Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. — Proc. Natl. Acad. Sci. USA **78**: 3721-3725.

LANDE R. (1982): Rapid origination of sexual isolation and character divergence in a cline. — Evolution **36**: 213-223.

LANK D.B., SMITH C.M., HANOTTE O., BURKE T. & F. COOKE (1995): Genetic polymorphism for alternative mating behaviour in lekking male ruff *Philomachus pugnax*. — Nature **378**: 59-62.

LEISLER B., WINKLER H. & M. WINK (2002): Evolution of breeding systems in acrocephaline warblers. — Auk **119**: 379-390.

LEFEBVRE L. & R. HELDER (1997): Scrounger numbers and the inhibition of learning in pigeons. — Behavioral Processes **40**: 210-207.

LOEWENSTEIN G. (1996): Out of control: visceral influences on behavior. — Org. Behav. Human Dec. Proces. **65**: 272-292.

LORENZ K. (1941): Vergleichende Verhaltensstudien an Enten. — J. Ornithol. **79** (Sonderheft): 194-294.

LORENZ K. (1973): Die Rückseite des Spiegels. — R. Piper & Co. Verlag, München: 1-353.

MARTINS E.P. (1996): Phylogenies and the comparative method in animal behavior. — Oxford University Press, Oxford: 1-415.

MAYNARD SMITH J. (1952): The importance of the nervous system in the evolution of animal flight. — Evolution **6**: 127-129.

MAYNARD SMITH J. (1982): Evolution and the theory of games. — Cambridge University Press, Cambridge: 1-viii + 1-224.

MAYNARD SMITH J. & G.R. PRICE (1973): The logic of animal conflict. — Nature **246**: 15-18.

MAYR E. (1961): Cause and effect in biology: Kinds of causes, predictability, and teleology as viewed by a practicing biologist. — Science **134**: 1501-1506.

MAYR E. (1967): Artbegriff und Evolution. — Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin: 1-617.

MAYR E. (1985): Darwin's five theories of evolution. — In KOHN D. (Ed.), The Darwinian heritage. — Princeton University Press, Princeton: 755-772.

MAYR E. (2004): What makes biology unique? — Cambridge University Press, Cambridge: 1-232.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

MEFFERT L.M. (1995): Bottleneck effects on genetic variance for courtship repertoire. — Genetics **139**: 365-374.

MENDELSON T.C. (2003): Sexual isolation evolves faster than hybrid inviability in a diverse and sexually dimorphic genus of fish (Percidae: *Etheostoma*). — Evolution **57**: 317-327.

METTKE-HOFMANN C., WINKLER H. & B. LEISLER (2002): The significance of ecological factors for exploration and neophobia in parrots. — Ethology **108**: 1-23.

METTKE-HOFMANN C., WINK M., WINKLER H. & B. LEISLER (2004): Exploration of environmental changes relates to lifestyle. — Behav. Ecol. **16**: 247-254.

MOORE A.J. & C.R.B. BOAKE (1994): Optimality and evolutionary genetics: complementary procedures for evolutionary analysis in behavioural ecology. — Trends Ecol. Evol. **9**: 69-72.

NICOLAI J. (1964): Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem. Prägungsphänomene als Faktoren der Rassen- und Artbildung. — Z. Tierpsychol. **21**: 129-204.

NICOLAKAKIS N., SOL D. & L. LEFEBVRE (2003): Behavioural flexibility predicts species richness in birds, but not extinction risk. — Anim. Behav. **65**: 445-452.

NORDGREN L.F., VAN DER PLIGT J. & F. VAN HARREVELD (2006): Visceral drives in retrospect: Explanations about the inaccessible past. — Psychol. Sci. **17**: 635-640.

NORELL M.A., CLARK J.M., CHIAPPE L.M. & D. DASHZEVEG (1995): A nesting dinosaur. — Nature **378**: 774-776.

NOWAK M. (2006): Five rules for the evolution of cooperation. — Science **314**: 1560-1563.

NOWAK M. & K. SIGMUND (1999): Phage-lift for game theory. — Nature **398**: 367-368.

PAYNE R.B. & L.L. PAYNE (1993): Song copying and cultural transmission in indigo buntings. — Anim. Behav. **1993**: 1045-1065.

PHILLIMORE A.B., FRECKLETON R.P., ORME C.D.L. & I.P.F. OWENS (2006): Ecology predicts large-scale patterns of phylogenetic diversification in birds. — Am. Nat. **168**: 220-229.

PIGLIUCCI M. & J. KAPLAN (2000): The fall and rise of Dr Pangloss: adaptationism and the *Spandrels* paper 20 years later. — Trends Ecol. Evol. **15**: 66-69.

POVINELLI D.J. & J.G.H. CANT (1995): Arboreal clambering and the evolution of self-conception. — Q. Rev. Biol. **70**: 393-421.

PRICE T. (1998): Sexual selection and natural selection in bird speciation. — Phil. Trans. R. Soc. Lond. B **353**: 251-260.

PRICE T.D. & M.M. BOUVIER (2002): Evolution of F1 post-zygotic incompatibilities in birds. — Evolution **56**: 2083-2089.

PUNZALAN D., RODD F. & K.A. HUGHES (2005): Perceptual processes and the maintenance of polymorphism through frequency-dependent predation. — Evol. Ecol. **19**: 303-320.

RICE W.R. (1996): Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution. — Nature **381**: 232-234.

RABY C.R., ALEXIS D.M., DICKINSON A. & N.S. CLAYTON (2007): Planning for the future by western scrub-jays. — Nature **445**: 919-920.

RAINEY H.J., ZUBERBÜHLER K. & P.J.B. SLATER (2004): Hornbills can distinguish between primate alarm calls. — Proc. R. Soc. Lond. **B 271**: 755-759.

ROHLF F.J. (2000): Phylogenetic models and reticulations. — J. Classification **17**: 185-189.

ROTH G. & U. DICKE (2005): Evolution of the brain and intelligence. — Trends Cogn. Sci. **9**: 250-257.

ROUQUIER S., BLANCHER A. & D. GIORGI (2000): The olfactory receptor gene repertoire in primates and mouse: Evidence for reduction of the functional fraction in primates. — Proc. Natl. Acad. Sci. USA **97**: 2870-2874.

ROWLEY I. & G. CHAPMAN (1986): Cross-fostering, imprinting and learning in two sympatric species of cockatoo. — Behaviour **96**: 1-16.

RUNDLE H.D. (2003): Divergent environments and population bottlenecks fail to generate premating isolation in *Drosophila pseudoobscura*. — Evolution **57**: 2557-2565.

RUNDLE H.D., CHENOWETH S.F., DOUGHTY P. & M.W. BLOWS (2005): Divergent selection and the evolution of signal traits and mating preferences. — PLoS Biol. **3** (11): e368.

RYAN M.J. & A.S. RAND (1993): Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. — Evolution **47**: 647-657.

SAFI K., SEID M.A. & D.K.N. DECHMANN (2005): Bigger is not always better: when brains get smaller. — Biol. Lett. **1**: 283-286.

SIGMUND K. (1995): Spielpläne, Zufall, Chaos und die Strategien der Evolution. — Knaur, München: 1-368.

SLATKIN M. (1996): In defense of founder-flush theories of speciation. — Am. Nat. **147**: 493-505.

SMITH T.B. (1993): Disruptive selection and the genetic basis of bill size polymorphism in the African finch Pyrenestes. — Nature **363**: 618-620.

SORENSON M.D., SEFC K.M. & R.B. PAYNE (2003): Speciation by host switch in brood parasitic indigobirds. — Nature **424**: 928-931.

STANOVICH K.E. & R.F. WEST (2003): Evolutionary versus instrumental goals: How evolutionary psychology misconceives human rationality. — In OVER D.E. (Eds), Evolution and the psychology of thinking: The debate. Psychology Press, New York: 171-230.

SWADDLE J.P., CATHEY M.G., CORRELL M. & B.P. HODKINSON (2005): Socially transmitted mate preferences in a monogamous bird: a non-genetic mechanism of sexual selection. — Proc. R. Soc. B **272**: 1053-1058.

TEMPLETON A.R. (1981): Mechanisms of speciation - A population genetic approach. — Annu. Rev. Ecol. Syst. **12**: 23-48.

TEN CATE C. (2000): How learning mechanisms might affect evolutionary processes. — Trends Ecol. Evol. **15**: 179-181.

TINBERGEN N. (1963): On aims and methods of ethology. — Z. Tierpsychol. **20**: 410-433.

VAN BUSKIRK J. & Y. WILLI (2006): The change in quantitative genetic variation with inbreeding. — Evolution **60**: 2428-2434.

VAN OERS K., DE JONG G., DRENT P.J. & A.J. VAN NOORDWIJK (2004): A genetic analysis of avian personality traits: correlated, response to artificial selection. — Behav. Genet. **34**: 611-619.

VAN RHIJN J.G. (1983): On the maintenance and origin of alternative strategies in the Ruff *Philomachus pugnax*. — Ibis **125**: 482-498.

VAZQUEZ R.J. (1992): Functional osteology of the avian wrist and the evolution of flapping flight. — J. Morphol. **211**: 259-268.

WCISLO W.T. (1989): Behavioral environments and evolutionary change. — Annu. Rev. Ecol. Syst. **20**: 137-169.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

WEST-EBERHARD M.J. (1983): Sexual selection, social competition, and speciation. — Quarterly Review Biology **58**: 155-183.

WHITEN A., HORNER V. & F.B.M. DE WAAL (2005): Conformity to cultural norms of tool use in chimpanzees. — Nature **437**: 737-740.

WIDEMO F. & I.P.F. OWENS (1995): Lek size, male mating skew and the evolution of lekking. — Nature **373**: 148-151.

WINKLER H. (1994): Tierisches Verhalten - ein Motor der Evolution. — In WIESER W. (Ed.): Die Evolution der Evolutionstheorie. — Spektrum Akad. Verlag, Heidelberg, Berlin, Oxford: 194-220.

WINKLER H., LEISLER B. & G. BERNROIDER (2004): Ecological constraints on the evolution of avian brains. — J. Ornithol. **145**: 238-244.

ZIPPELIUS H.M. (1992): Die vermessene Theorie. Eine kritische Auseinandersetzung mit der Instinkttheorie von Konrad Lorenz und verhaltenskundlicher Forschungspraxis. — Vieweg, Braunschweig, Wiesbaden: 1-295.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Hans WINKLER
Konrad-Lorenz-Institut für Vergleichende
Verhaltensforschung der Österreichischen
Akademie der Wissenschaften
Savoyenstraße 1A
1160 Wien
Austria
E-Mail: h.winkler@klivv.oeaw.ac.at